

CROISSANCE DES SPOROPHYTES RÉSULTANT D'HYBRIDATIONS INTERSPÉCIFIQUES ET INTERGÉNÉRIQUES CHEZ LES LAMINARIALES¹

Joël COSSON*

RÉSUMÉ. — La croissance d'hybrides résultant de croisements entre les espèces *Laminaria digitata*, *Laminaria saccharina* et *Saccorhiza polyschides* a été mesurée tout au long de l'année après transplantation des jeunes sporophytes en mer. Les résultats montrent que les capacités de production de matière algale sont très accrues par l'hybridation par rapport à l'espèce *L. digitata*, la plus utilisée à l'heure actuelle en Europe pour la production d'acide alginique.

ABSTRACT. — The growth of hybrides resulting from crosses between the three species *Laminaria digitata*, *Laminaria saccharina* and *Saccorhiza polyschides* was measured along the year after transplantation of the young sporophytes at sea. The results show the capacities for production of algal material are greatly enhanced by hybridization, compared to *Laminaria digitata* the most widely used species in Europe for the production of alginic acid.

MOTS CLES : Hybridation, Laminariales.

INTRODUCTION

L'aquaculture des Laminaires, par rapport aux ressources naturelles que représentent ces algues sur nos côtes, ne peut être envisagée que dans la mesure où il serait possible de cultiver des algues présentant une aptitude à produire de l'acide alginique de qualité dans des conditions de rendement supérieures à celles des populations normalement exploitées. C'est dans cette perspective que les possibilités d'hybridation chez les Laminariales pourraient aboutir à un résultat prometteur. L'hybridation en effet a été mise en évidence par un certain nombre d'auteurs dans le monde, soit entre formes d'une même espèce (SUNDENE, 1958; LÖNING, 1975), soit entre espèces appartenant au même genre *Laminaria*

(1) Communication présentée au Colloque de la Société Phycologique de France, à Caen (25-27 avril 1986), en hommage à Madame le Professeur P. GAYRAL.

* Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée, 39, rue Desmoueux, 14000-Caen (France).

(SCHREIBER, 1930; CHAPMAN, 1974; LÜNING et al., 1978) ou *Urdaria* (MIGITA, 1967; SAITO, 1972), soit même entre espèces appartenant à des genres différents (SANBONSUGA et al., 1978). Les possibilités d'hybridation entre espèces des genres *Laminaria* et *Saccorhiza* démontrées par OLIVARI (1981) et COSSON et al. (1982) pourraient aboutir à des algues répondant aux critères définis ci-dessus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les espèces utilisées sont *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux, *Laminaria saccharina* Linné et *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batters.

La méthodologie des hybridations peut se résumer dans les trois points suivants : constitution de stocks de gamétophytes homosexués; hybridation; transplantation en mer.

La constitution des stocks de gamétophytes implique l'obtention des spores des thalles parentaux, la culture des prothalles en conditions contrôlées, la séparation rigoureuse des gamétophytes de sexe différent, le maintien en culture homosexuée et la multiplication des gamétophytes.

Les spores sont obtenues et cultivées dans les conditions indiquées par COSSON (1973). La culture des gamétophytes est conduite en milieu ES-Tris II, à une température de 12°C et sous un éclairage monochromatique continu (lumière rouge de longueur d'onde voisine de 660 nm et d'intensité de 0,5 W. m⁻²). Cette lumière assure une croissance indéfinie bien que ralentie des prothalles et inhibe totalement la formation des organes sexuels (LÜNING et al., 1975; COSSON et al., 1979; LÜNING, 1980).

Formule du milieu ES-Tris II :

NaNO₃ : 0,2 g; Na₂HPO₄ · 12 H₂O : 0,002 g; solution de métaux (1) : 1 cm³; extrait de terre : 50 cm³; solution de vitamines (2) : 1 cm³; eau de mer (QSP) : 1000 ml; Trizma-8,3 : 0,5 g.

(1) Solution de métaux :

ZnCl₂ : 11 mg; MnCl₂ · 4 H₂O : 120 mg; CoCl₂ · 6 H₂O : 3 mg; FeC₂H₅O₇ · 3 H₂O : 20 mg; EDTA Na₂ · 2 H₂O : 640 mg; eau distillée (QSP) : 100 cm³.

(2) Solution de vitamines :

Biotine (H) : 0,1 mg; Cyanocobalamine (B₁₂) : 1 mg; Thiamine (B₁) : 20 mg; eau distillée : 100 cm³.

Les prothalles mâles et femelles, dès qu'ils sont facilement discernables les uns des autres, sont séparés mécaniquement. Leur culture, réalisée dans les conditions ci-dessus, fournit des stocks de prothalles homosexués que l'on peut accroître par fragmentation (en culture flottante ou « free-living », il est possible de multiplier par 2 la quantité de prothalles en 14 jours).

L'hybridation proprement dite demande la maîtrise de la production simultanée des gamètes des deux sexes acquise par l'application de radiations bleues

(440 nm) qui déclenchent la formation des gamétocystes chez *L. digitata* (COS-SON et al., 1976), chez *L. saccharina* (LÜNING et al., 1975) et pour toutes les Laminariales que nous avons utilisées. On constate que les morceaux de thalles obtenus après fragmentation se fixent solidement sur les supports au cours de leur développement ultérieur. De plus, la fragmentation entraîne une augmentation du taux de fertilité des gamétophytes.

Les supports utilisés sont des cordages de nylon tressé. La préculture en bassin agité avant la transplantation en mer assure aux plantules une bonne fixation sur les cordages. Les algues, lorsqu'elles atteignent 1 à 3 cm de long, sont immergées au large de la station marine de Luc-sur-mer. Une première série de plantules a été placée en mer en mai 1983 (fin du printemps), une deuxième en mars 1984 (début du printemps). Les cordages, longs de 60 cm, supportent en moyenne de 10 à 20 individus, et les chiffres obtenus sont les moyennes portant sur environ 20 à 40 individus selon les cas. La première série a été suivie de mai 1983 à septembre 1984, la seconde de mars 1984 à septembre 1984, la destruction accidentelle de la station ayant interrompu l'expérience. De plus, les algues de la première série ont été coupées à 5 cm au-dessus de la zone stipifondale en mars 1984.

Les résultats ont été la plupart du temps exprimés en taux d'accroissement journalier. Il s'agit en fait de valeurs mensuelles rapportées en moyenne d'accroissement journalier selon la formule :

$$\frac{\bar{M}_{\text{finale}} - \bar{M}_{\text{initiale}}}{\bar{M}_{\text{initiale}}} \times 100 \times \frac{1}{t}$$

\bar{M} étant la valeur moyenne de la mensuration considérée, soit au début de l'expérience ($\bar{M}_{\text{initiale}}$), soit à la fin de l'expérience (\bar{M}_{finale}) et t , le temps écoulé en jours.

D'autre part, en raison des difficultés expérimentales qu'entraînerait la réalisation de cultures témoins, la comparaison entre la croissance des hybrides et celle d'espèces parentales ne peut avoir qu'une valeur indicative, les essais ne pouvant dans ces conditions suivre les normes des travaux de sélection.

RÉSULTATS

1. Croissance des hybrides issus du croisement *L. digitata* x *L. saccharina*

Seul le croisement entre *L. digitata* ♂ et *L. saccharina* ♀ donne des résultats satisfaisants. En effet, le croisement réciproque *L. digitata* ♀ x *L. saccharina* ♂ est peu productif et ne fournit que de rares thalles hybrides qui se sont avérés finalement ne pas résister à l'agitation créée dans les bassins. Dans tous les cas, la mortalité lors de la transplantation en mer est relativement élevée dans le mois suivant celle-ci, la moitié des plantules environ disparaissant alors.

La longueur de la lame, ainsi que le montrent les courbes de la figure 1, augmente très rapidement au printemps pour se stabiliser à la fin de l'été. De

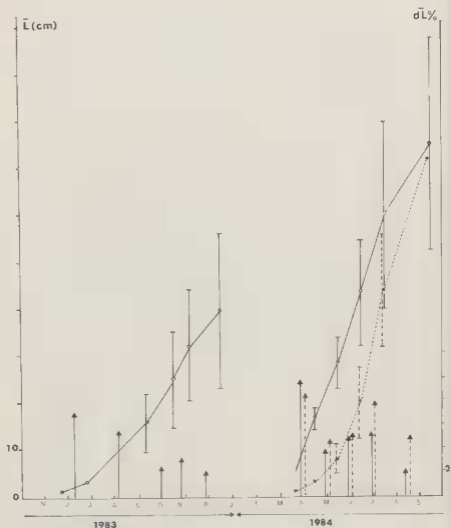


Fig. 1 — Croissance de la longueur des lames des hybrides issus du croisement *L. digitata* ♂ x *L. saccharina* ♀.

[\bar{L} = longueur moyenne de la lame (chaque valeur moyenne est accompagnée d'un écart-type) pour des hybrides implantés en mars (●—●) et en mai (○—○); $d\bar{L}$: accroissement journalier exprimé en % pour des hybrides implantés en mars (---) et en mai (—) et égal à $\frac{L_{\text{finale}} - L_{\text{initiale}}}{L_{\text{initiale}}} \times 100 \times \frac{1}{t}$]

plus, on constate que la variabilité autour de la moyenne est importante. Enfin, il est à remarquer que l'immersion des plantules dès le début du printemps permet d'obtenir une biomasse récoltable à la fin de l'automne suivant, alors

qu'en immergeant les algues à la fin du printemps, il faut attendre l'année suivante pour espérer récolter une biomasse équivalente.

	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT- SEPTEMBRE	OCTOBRE	NOVEMBRE	DECEMBRE
<i>Laminaria digitata</i> (d'après COSSON, 1978)	10,2	8,2	5,9	1,4	1,4	1,7	2,8	3,5
Hybride LS♀ x LD♂	9,6 (1)	4,6 (2)	5,5 (1)	7 (1)	4 (3)	2,5 (1)	3,6 (2)	2,4 (2)
<i>Laminaria saccharina</i> (d'après PARKE, 1948)	8,3	10	4	3	1,7	0	3,3	2,2

Tableau I — Allongements journaliers (exprimés en %) de la lame chez les hybrides obtenus entre *L. saccharina* et *L. digitata*, comparés à ceux déterminés chez les espèces parentales. (L'allongement journalier est donné par la formule :

$$\frac{L_{\text{finale}} - L_{\text{initiale}}}{L_{\text{initiale}}} \times 100 \times \frac{1}{t}; \text{ les chiffres entre parenthèses représentent l'écart-type).}$$

L'évolution des taux de croissance (Tableau 1) au cours de l'année montre une forte activité printanière tout comme chez les espèces parentales, mais cette activité se maintient tout au long de l'été et l'automne à un taux supérieur à celui mesuré chez les parents.

L'augmentation de la largeur de la lame (Figure 2) est plus régulière, avec des vitesses de croissance très supérieures à celles de *L. digitata*, maximales au printemps et minimales en automne (Tableau II).

	MARS- AVRIL	AVRIL- MAI	MAI- JUIN	JUIN- JUILLET	JUILLET- SEPTEMBRE	SEPTEMBRE- OCTOBRE	OCTOBRE- NOVEMBRE	NOVEMBRE- DECEMBRE
<i>Laminaria digitata</i> (COSSON, 1978)	0,6	0,9	0,9	0,5	0,9	≤ 0	≤ 0	0,2
Hybride LD x LS	0,7 (0,4)	0,7 (0,4)	3,6 (0,7)	2,5 (0,9)	2,5 (0,6)	1,9 (1)	≤ 0	0,9 (0,5)

Tableau II — Croissance en largeur (exprimée en % journalier) des lames chez les hybrides obtenus entre *L. digitata* et *L. saccharina*, comparée à celle déterminée chez *L. digitata*. (La croissance journalière est donnée par la formule :

$$\frac{l_{\text{finale}} - l_{\text{initiale}}}{l_{\text{initiale}}} \times 100 \times \frac{1}{t}; \text{ les chiffres entre parenthèses représentent l'écart-type).}$$

Les teneurs en acide alginique (mesurées par la méthode préconisée par PEREZ (1971) varient entre 4,5 et 21,8 % du poids sec. Le rapport moyen

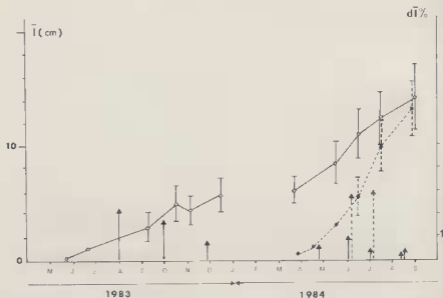


Fig. 2 - Croissance de la largeur des lames des hybrides issus du croisement *L. digitata* ♂ x *L. saccharina* ♀.

[l : largeur moyenne de la lame (chaque valeur moyenne est accompagnée d'un écart-type) pour des hybrides implantés en mars (●—●) et en mai (○—○); dl : accroissement journalier exprimé en % pour des hybrides implantés en mars (---) et en mai (---) et égal à $\frac{l_{\text{finale}} - l_{\text{initiale}}}{l_{\text{initiale}}} \times 100 \times \frac{1}{t}$

acide mannuronique / acide guluronique (M/G) est de 1,6, valeur très proche de celles obtenues avec l'acide alginique extrait de *L. digitata*.

2. Croissance des hybrides issus du croisement entre *L. digitata* et *S. polyschides*

Le croisement est réalisable dans les deux sens avec un taux d'hybridation de 77 % dans le cas de *L. digitata* ♂ x *S. polyschides* ♀, et de 45 % pour le croisement réciproque. Là aussi la mortalité dans le premier mois suivant la transplantation est élevée (50 à 70 %). Les résultats concernent ainsi 45 à 50 hybrides issus du croisement *L. digitata* ♂ x *S. polyschides* ♀, et seulement 15 à 20 hybrides issus du croisement réciproque; les courbes de la figure 3 indiquent que la croissance de la longueur des lames est rapide au printemps, puis se stabilise en été. Les hybrides issus du croisement *L. digitata* ♂ x *S. polyschides* ♀ ont une meilleure croissance que ceux issus du croisement réciproque. Les hybrides obtenus ont poursuivi leur développement pendant toute la mauvaise saison et ont atteint l'âge de 18 mois et peuvent donc être considérés comme pérennants.

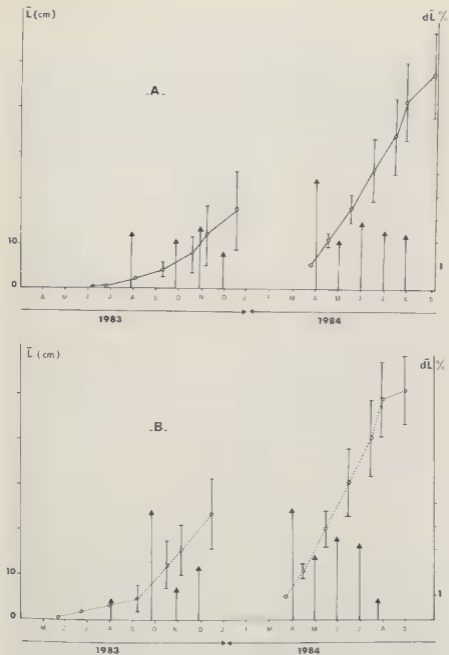


Fig. 3 - Croissance de la longueur des lames des hybrides issus du croisement *L. digitata* x *S. polyschides*. A. Croisement *L. digitata* ♀ x *S. polyschides* ♂. B. Croisement *L. digitata* ♂ x *S. polyschides* ♀. [\bar{L} : longueur moyenne de la lame (chaque valeur moyenne est accompagnée d'un écart-type); $d\bar{L}$: accroissement journalier moyen exprimé en % et égal à $\frac{L_{finale} - L_{initiale}}{L_{initiale}} \times 100 \times \frac{1}{t}$]

comme *L. digitata*, contrairement à *S. polyschides*, algue annuelle. Il faut noter également une grande variabilité des longueurs des thalles, celles-ci allant du simple au double.

Le taux d'accroissement journalier (Tableau III) est relativement stable chez les hybrides avec seulement une diminution sensible à la fin de l'été. Les chiffres obtenus sont pratiquement toujours inférieurs à ceux enregistrés pour les deux parents.

	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT- SEPTEMBRE	OCTOBRE	NOVEMBRE	DECEMBRE
<i>Laminaria digitata</i> (d'après COSSON, 1978)	6,7	6,3	4,3	3,6	1,1	1,4	2,1	2,4
Hybrides SP♀ x LD♂	2,5 (0,1)	3 (0,1)	3,6 (0,3)	3,3 (0,3)	0,5 (0,1)	2,2 (0,2)	1,5 (0,3)	1,8 (0,2)
Hybrides SP♂ x LD♀	2,5 (0,1)	2,2 (0,1)	3 (0,3)	2,3 (0,3)	0,5 (0,1)	0,9 (0,1)	2,1 (0,3)	1,5 (0,2)
<i>Saccorhiza poly- schides</i> (d'après NCHTOK et al., 1969)	-	2	2,7	11,3	4	0,3	0,1	-

Tableau III - Accroissement journalier de la longueur de la lame exprimé en mm/j chez les hybrides obtenus entre *L. digitata* et *S. polyschides*, comparé à celui déterminé chez les espèces parentales. (La croissance journalière est donnée par la formule :

$$\frac{L_{\text{finale}} - L_{\text{initiale}}}{t} \times 100 \quad \text{les chiffres entre parenthèses représentent l'écart-type.}$$

En ce qui concerne la largeur des lames, l'accroissement (Tableau IV), important au printemps et en été, est alors supérieur à ce qui est obtenu chez *L. digitata*. Cet accroissement est plus marqué pour les hybrides issus du croisement *L.*

	MARS- AVRIL	AVRIL- MAI	MAI- JUIN	JUIN- JUILLET	AOUT- SEPTEMBRE	SEPTEMBRE- OCTOBRE	OCTOBRE- NOVEMBRE	NOVEMBRE- DECEMBRE
<i>Laminaria digitata</i> (d'après COSSON, 1978)	0,6	0,9	0,9	0,5	≤ 0	≤ 0	≤ 0	0,2
Hybride LD♂ x SP♀	0,4 (0,3)	0,4 (0,4)	3,3 (0,6)	1,3 (0,4)	1,3 (0,4)	1,9 (0,5)	1,3 (1,2)	1,5 (0,7)
Hybride LD♀ x SP♂	0,9 (0,5)	0,9 (0,4)	-	5,3 (0,8)	5,3 (0,9)	4,2 (0,8)	1,9 (1,4)	1,3 (1,2)

Tableau IV - Accroissement de la largeur de la lame exprimé en % journalier chez les hybrides obtenus entre *L. digitata* et *S. polyschides*, comparé à celui déterminé chez *L. digitata*. (L'accroissement journalier est donné par la formule :

$$\frac{L_{\text{finale}} - L_{\text{initiale}}}{t} \times 100 \quad \text{les chiffres entre parenthèses représentent l'écart-type.}$$

digitata ♀ x *S. polyschides* ♂ que pour les hybrides issus du croisement réciproque. Les largeurs obtenues après 18 mois de culture dans le premier cas sont en moyenne de 30 cm (± 2 cm) et dans le deuxième cas, de 20 cm (± 4 cm).

Les teneurs en acide alginique varient entre 2,3 et 23,2 % du poids sec avec un rapport moyen M/G de 1,8 pour le croisement *L. digitata* ♂ x *S. polyschides* ♀ et 1,5 pour le croisement réciproque.

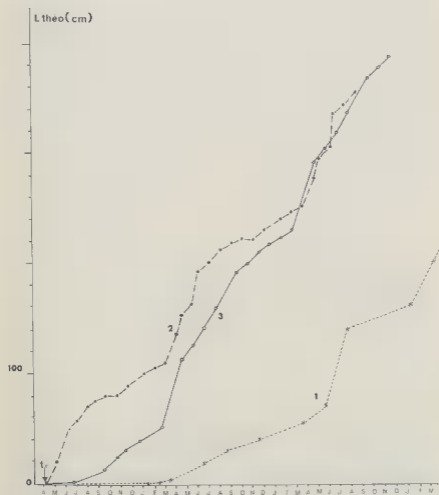


Fig. 4 - Croissance théorique de la longueur de la lame (L théo) au cours des années chez : 1. *L. digitata* (d'après PÉREZ, 1971); 2. *L. saccharina* (d'après PARKES, 1948); 3. Hybrides issus du croisement *L. digitata* ♂ x *L. saccharina* ♀.

(t_0 = instant où a été réalisée l'hybridation).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous avons montré que les croisements entre *Laminaria digitata* et *Laminaria saccharina* d'une part, et entre *Laminaria digitata* et *Sacchoriza polyschides* d'autre part, sont réalisables et, immergés, en mer, fournissent des thalles exploitables plus rapidement, semble-t-il, que les algues parentales. La croissance est importante pourvu que l'on place les jeunes plantules en mer au tout début de la période printanière de croissance.

Sachant que l'accroissement des lames est la résultante des activités antagonistes de la zone méristématique stipo-frondale et de la zone d'usure apicale, on peut calculer, ainsi que l'a fait PÉREZ (1971), la longueur théorique que les lames pourraient atteindre du fait seulement de l'activité méristématique en absence d'usure apicale. Les courbes de la figure 4 pour les hybrides issus du croisement *L. digitata* x *L. saccharina* et de la figure 5 pour ceux issus du croisement *L. digitata* x *S. polyschides* montrent que la croissance des hybrides est

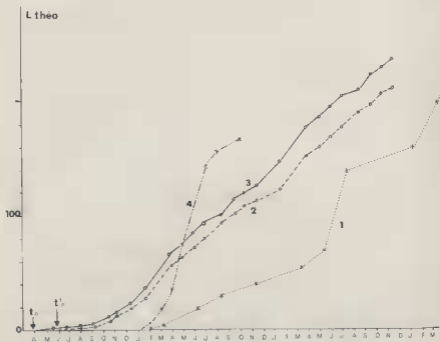


Fig. 5 — Croissance théorique de la longueur de la lame (L théo) au cours des années chez : 1. *L. digitata* (d'après PÉREZ, 1971); 2. Hybrides issus du croisement *L. digitata* ♀ x *S. polyschides* ♂; 3. Hybrides issus du croisement *L. digitata* ♂ x *S. polyschides* ♀; 4. *S. polyschides* (d'après NORTON et al., 1969).

(t_0 et t'_0 = instants où ont été réalisées les hybridations respectivement entre *L. digitata* ♂ x *S. polyschides* ♀ et entre *L. digitata* ♀ x *S. polyschides* ♂).

toujours supérieure à celle du parent *L. digitata*, mais inférieure à celle du parent *L. saccharina* ou *S. polyschides*. La croissance est donc accélérée par rapport à *L. digitata* puisque, pour parvenir à une biomasse comparable, l'hybridation permet un gain de temps d'environ 12 mois (ainsi pour obtenir un thalle long de 100 cm, il faut de 25 à 26 mois chez *L. digitata*, de 15 à 17 mois chez l'hybride *L. digitata* x *S. polyschides*, de 12 à 13 mois chez l'hybride *L. digitata* x *L. saccharina*). Les capacités de production de matière algale sont très accrues par l'hybridation, par rapport au parent *L. digitata*, espèce la plus utilisée à l'heure actuelle en Europe.

Il faut souligner que les résultats obtenus dépendent du sens du croisement. Ainsi les hybrides issus du croisement *L. digitata* ♀ x *L. saccharina* ♂ ne résistent pas à l'agitation (ayant sans doute un système de fixation fragile), contrairement aux hybrides issus du croisement réciproque. Les hybrides issus du croisement *L. digitata* ♂ x *S. polyschides* ♀ ont à la fois une croissance plus active et un taux alginique plus élevé que ceux issus du croisement inverse. Ces résultats conduisent à penser que dans la transmission des caractères par les gamètes ♂ et ♀ lors de la fécondation, pourrait intervenir une certaine part d'hérédité cytoplasmique en raison de la taille du gamète ♀, toujours très nettement supérieure à celle du gamète ♂.

Un autre point important pour la sélection qui s'opère naturellement au sein d'une population d'hybrides est le fort taux de mortalité (plus de 50 %) qui est enregistré dans le premier mois suivant l'immersion en mer. Seuls résistent sans doute les thalles les plus actifs, ce qui peut expliquer les rendements importants de la croissance que nous avons mis en évidence.

Enfin, les analyses statistiques de la croissance montrent une variabilité très importante des résultats, permettant d'envisager, parmi les hybrides obtenus, de sélectionner ceux qui montrent le plus fort pourcentage de croissance. Des fragments de thalles sélectionnés, compte tenu du fait que les hybrides ne semblent pas capables de fournir des spores viables, pourraient être conservés en banque de tissus sur milieu gélosé (FRIES, 1980) et fourniraient ensuite à la demande des algues présentant les qualités ayant justifié leur sélection.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAPMAN A.R.O., 1974 — The genetic basis of morphological differentiation in some *Laminaria* populations. *Mar. Biol.* 24 : 85-91.
- COSSON J., 1978 — Influence des conditions de culture sur le développement de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux. *Bull. Soc. Phycol. France* 18 : 104-112.
- COSSON J., 1978 — *Recherches morphogénétiques et écophysiological sur la Phéophycée Laminaria digitata* (L.) Lamouroux. Thèse Doctorat d'État, Université de Caen, 203 p.
- COSSON J. et GAYRAL P., 1970 — Optimal conditions for growth and fertility of *Laminaria digitata* gametophytes (Phaeophyceae). *Proc. Int. Seaweed Symp., Santa Barbara* 9 : 59-65.

- COSSON J., GAYRAL P. et JACQUES R., 1976 — Action de la composition spectrale de la lumière sur la croissance et la reproduction des gamétophytes de *Laminaria digitata* (L.) Lam. (Phéophycée, Laminariales). *Compt.-Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 283 : 1293-1296.
- COSSON J. et OLIVARI R., 1982 — Premiers résultats concernant les possibilités d'hybridation interspécifiques et intergénériques chez les Laminariales des côtes de la Manche. *Compt.-Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 295 : 381-384.
- FRIES L., 1980 — Axenic tissue culture from the sporophytes of *Laminaria digitata* and *Laminaria hyperborea* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 16 : 475-477.
- LÜNING K., 1975 — Kreuzungsexperimente an *Laminaria saccharina* von Helgoland und von der Isle of Man. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch.* 27 : 108-114.
- LÜNING K., 1980 — Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* species (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 16 : 1-15.
- LÜNING K. and DRING M.J., 1975 — Reproduction, growth and photosynthesis of gametophytes of *Laminaria saccharina* grown in blue and red light. *Mar. Biol.* 29 : 195-200.
- LÜNING K., CHAPMAN A.R.O. and MANN K.H., 1978 — Crossing experiments in the non digitate complex of *Laminaria* from both sides of the Atlantic. *Phycologia* 17 (3) : 293-298.
- MIGITA S., 1967 — Studies on artificial hybrids between *Undaria petersiana* (Kjellm.) Okam. and *U. pinnatifida* (Harv.) Sur. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.* 24 : 9-20.
- NORTON T.A. and BURROW E.M., 1969 — Studies on marine algae of the British Isles. 7. *Saccorhiza polyschides* (Lightf.) Batt. *Brit. Phycol. J.* 4 (1) : 19-53.
- OLIVARI R., 1981 — *Recherches préliminaires sur la parthénogenèse et l'hybridation de quelques Laminariales.* Thèse Doctorat d'Université. Caen, 80 p.
- PARKES M., 1948 — Studies on British Laminariaceae. I. Growth in *Laminaria saccharina*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 27 (3) : 651-701.
- PEREZ R., 1971 — Écologie, croissance et régénération, teneurs en acide alginique de *Laminaria digitata* sur les côtes françaises de la Manche. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 35 (3) : 287-346.
- SAITO Y., 1972 — On the effects of environmental factors on morphological characteristics of *Undaria pinnatifida* and the breeding of hybrids in the genus *Undaria*, in ABBOTT and KUROGI (Eds.), *Contribution to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific, Jap. Soc. Phycol. Kobe*, pp. 117-133.
- SANBONSUGA Y. and NEUSHUL M., 1978 — Hybridization of *Macrocystis* (Phaeophyta) with other float-bearing kelps. *J. Phycol.* 14 (2) : 214-224.
- SCHREIBER E., 1930 — Untersuchungen über Parthenogenesis, Geschlechtsbestimmung und Bastardierungsvermögen bei Laminarien. *Planta*, 12 : 331-353.
- SUNDENE O., 1958 — Interfertility between forms of *Laminaria digitata*. *Nyst. Mag. Bot.* 6 : 121-128.